ADANSONIA, ser. 2, 14 (4) : 561-570, 1975.

COSTACEÆ ET ZINGIBERACEÆ : LEURS APPAREILS LIGULAIRES

par TRAN VAN NAM

RÉSUMÉ : Description de l'ontogénie et de la trachéogenèse de l'ensemble ligulaire de ces taxons. Les différences observées confirment leur classement comme familles distinctes.

SUMMARY: Ontogenesis and tracheogenesis of the ligular apparatus of these taxons. Our data confirm that they are distinct families.

*
* *

Le vaste Ordre des Zingibérales (*Scitamineæ* des anciens auteurs) a été fort peu étudié en ce qui concerne son appareil ligulaire. Des sept familles qui le composent (Musacées, Strélitziacées, Héliconiacées, Lowiacées, Marantacées, Cannacées et Zingibéracées *sensu lato*) n'ont été examinées que les Marantacées (TRAN, 20) et, partiellement, les Zingibéracées.

A vrai dire, nous ne disposons pour cette dernière famille que de quelques observations, souvent imprécises, qui ont conduit à des opinions contradictoires. BARTHELAT (1) indique que la ligule des Zingibéracées (inclus *Costus*) est « constituée par un prolongement des deux épidermes de la gaine qui, au niveau de la base du limbe, s'appliquent l'un contre l'autre et continuent à s'accroître en produisant une lame mince, bilobée au sommet ». Il ne propose aucune interprétation morphologique.

GLÜCK (6) s'appuie uniquement sur la morphologie externe pour distinguer les « geschlossene Stipula adnata mit kleiner Ligula » du genre *Costus* des « offene Stipula adnata mit kleiner Ligula bei Zingiberaceen ». Ce n'est guère plus qu'une constatation d'évidence. DOMIN (3) reprend les descriptions de GLÜCK et interprète la ligule des Zingibéracées comme due à une « Verschmelzung von freien Scheidenlappen ». On peut remarquer qu'il n'existe pas de lobes latéraux de gaine libres dans les Zingibéracées *sensu lato* et que cette hypothèse ne repose que sur des considérations théoriques.

PONZO (12) critique d'ailleurs vivement les opinions de GLÜCK et de DOMIN en indiquant que la ligule est formée par la prolifération de la seule face adaxiale de la feuille et ne peut provenir de la fusion de stipules ou lanières latérales. Il considère donc qu'il s'agit d'une néoformation, originaire de la gaine. Cette description est confirmée par THIELKE (18) qui indique dans *Hedychium gardnerianum* une origine sous-épidermique pour

la ligule ventrale. D'un point de vue purement ontogénique, elle interprète la ligule comme due à une « Teilungstätigkeit am Scheitel der Scheide ». B. W. SMITH (14) décrit lui aussi dans le genre *Costus* la première apparition de la ligule (quand le primordium atteint 1,25 mm) comme « an oblique upfold arising asymmetrically beneath the free margins of the primordium above the sheath ».

TROLL (22) reconnaît le manque de documents à sa disposition pour interpréter la ligule des Zingibéracées dont il ne parle que très brièvement : « Wir lassen dabei die Zingiberaceen aussen acht ». L'existence d'une gaine d'anatomie bifaciale le conduit cependant à estimer qu'il s'agit d'une « stipule ligulaire » et non d'une « stipule médiane » qui serait corrélative d'une anatomie unifaciale de la partie sous-jacente. TROLL rejette donc l'interprétation de DOMIN et de GLÜCK de la ligule des Zingibéracées comme stipule médiane issue de l'union de deux « Scheidenlappen » et pense qu'il s'agit, comme dans son interprétation de la ligule graminéenne, de la jonction de deux parties latérales stipulaires par une « ligule vraie » médiane.

Nous sommes donc en présence de deux grandes interprétations de la ligule des Zingibéracées *sensu lato*, liées aux modes d'approche qui ont été utilisés. La méthode typologique conduit à estimer qu'il s'agit d'un organe composite résultant de la jonction de trois parties alors que la méthode ontogénique y voit un organe unique. Cependant aucune étude détaillée de cette question n'a été faite, c'est ainsi que le mode de fermeture de la gaine des *Costus* n'a jamais été examiné.

Dans cet article, nous exposerons la structure de la région ligulaire des Zingibéracées *sensu lato* et déduirons quelques conséquences de nos observations.

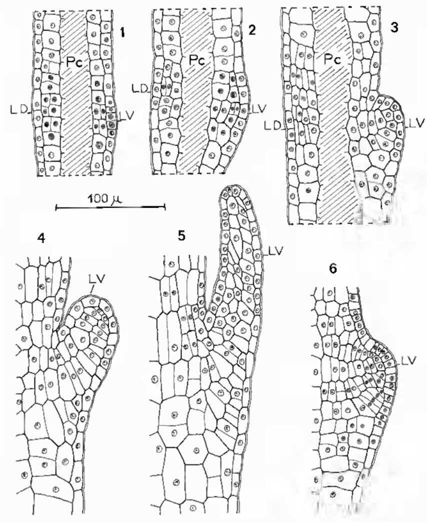
STRUCTURE DE LA RÉGION LIGULAIRE

Dans notre étude de la structure de la région ligulaire, nous allons examiner successivement dans quelques genres des *Costoideæ* et des *Zingiberoideæ* l'ontogénie de la région ligulaire, puis sa trachéogenèse. Dans chacun des cas, nous commencerons par étudier les *Costoideæ*.

ONTOGÉNIE LIGULAIRE

Dans le *Costus afer* Ker-Gawl., la première indication de la ligule ventrale s'observe, en morphologie externe, sur la deuxième feuille comptée à partir de l'apex végétatif. Il s'agit d'un petit bourrelet translucide à la partie médiane du niveau entre le futur limbe et la future gaine. Ce bourrelet s'étend latéralement très rapidement, de façon un peu asymétrique, et donne précocement (3[e] feuille) un anneau circulaire couronnant la gaine, à la suite d'une prolifération cellulaire centrifuge très active alors que la gaine passe de 1 à 1,5 mm de longueur totale. Cette observation est en accord complet avec l'étude de B. W. SMITH (14) sur le *Costus bicolor* Rosc.

Anatomiquement, cette formation ventrale se distingue nettement en coupe longitudinale. On observe en position médiane le recloisonnement périclinal de deux cellules sous-épidermiques tandis que les cellules épidermiques sus-jacentes subissent de divisions anticlinales (fig. 1). Mais, au même stade, on remarque également, du côté dorsal, des recloisonne-



Pl. 1. — **1 à 3**, Premiers stades de l'ontogénie des ligules ventrale (LV) et dorsale (LD) du **Costus afer** Ker-Gawl. La ligule dorsale, moins développée, reste latente (Pc : procambium); **4 et 5**, Stades suivants de l'ontogénie ligulaire ventrale du **C. afer**. La saillie ligulaire est de nature sous-épidermique; **6**, Un stade jeune de l'ontogénie ligulaire ventrale du **C. lucanusianus** J. Braun & K. Schum. montrant d'importantes divisions périclines du soubassement sous-épidermique.

ments, aussi bien anticlines que péniclines, de l'assise sous-épidermique, au même niveau. Dès le début il existe donc un ensemble ligulaire double aussi bien ventral que dorsal. Un plastochrone après, on observe de nouvelles divisions anticlinales et périclinales de l'assise sous-épidermique ventrale, alors que les cellules épidermiques sus-jacentes ne se recloisonnent plus. Du côté dorsal, quelques recloisonnements périclinaux augmentent le nombre de cellules de l'assise sous-épidermique (fig. 2).

Au plastochrone suivant, on constate que l'appareil ligulaire a nettement accru son importance. Du côté ventral, des divisions exclusivement périclinales induisent la formation d'un méristème en files qui assure le développement d'une saillie ligulaire (fig. 3). Au-dessus et au-dessous de cette saillie, le territoire ligulaire ventral se distingue par des ensembles cellulaires recloisonnés tranchant fortement sur le reste de l'assise sous-épidermique qui se différencie en un hypoderme caractéristique. Du côté dorsal, des divisions péniclines entraînent également la constitution d'un méristème en files. Cependant, ce dernier ne se manifeste pas en morphologie externe; sa différenciation et sa croissance ne vont pas se poursuivre plus longtemps, et, même, ses cellules prendront des caractères de cellules parenchymateuses et ne se distingueront que difficilement dans la feuille adulte. Autrement dit, *la feuille du* Costus afer *possède du côté dorsal une ligule latente.*

Du côté ventral, par contre, le développement de l'ensemble ligulaire se poursuit encore pendant 3 à 4 plastochrones. La saillie ligulaire s'accentue par l'apparition de nouvelles cloisons péniclines (fig. 4), puis anticlines (fig. 5). Au-dessus et au-dessous de cette saillie, le territoire ligulaire se reconnaît à des massifs recloisonnés bien caractéristiques.

Dans les autres Costoïdées que nous avons examinées, nous avons rencontré une ontogénie ligulaire tout à fait homologue. Tout au plus peut-on signaler dans le *Costus lucanusianus* J. Braun et K. Schum.[1] une saillie ligulaire ventrale un peu plus importante (fig. 6), au stade 5[e] feuille.

Au cours de son extension centrifuge, l'appareil ligulaire ventral a le même mode ontogénique que celui que nous venons de décrire pour sa région médiane. C'est ainsi que l'on peut observer, par des coupes longitudinales sériées, des stades de développement se succédant dans l'espace, du centre vers les marges, identiques aux stades chronologiques de la région médiane de la ligule.

Il est important de souligner que la totalité de cet ensemble ligulaire aussi bien dorsal que ventral est de nature sous-épidermique, les divisions anticlines de l'épiderme ne servant qu'à assurer son extension lors de la surrection de la saillie ligulaire.

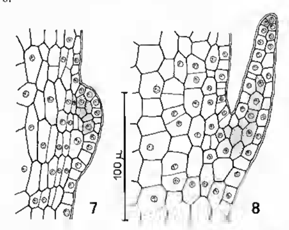
Dans les Zingibéroïdées, par contre, l'assise sous-épidermique n'est pas seule pour constituer la saillie ligulaire. Ce type ontogénique nous a

1. On sait qu'il existe des difficultés systématiques pour distinguer cette espèce du *Costus afer* Ker-Gawl. (voir F. M. Hepper (1968), F.W.T.A., ed. 2, 3, 1 : 79). Le *Costus lucanusianus* que nous avons étudié est celui pourvu d'une couronne de poils au niveau ligulaire.

paru constant dans la sous-famille pour les genres que nous avons étudiés (*Aframomum*, *Alpinia*, *Hedychium*, *Renealmia*, *Zingiber*).

Le premier stade est tout à fait homologue à celui que nous avons vu pour le *Costus afer* (cf. fig. 1), du côté dorsal comme du côté ventral. L'appareil ligulaire dorsal ne se recloisonnera plus, plus précocement que dans les *Costus*, et deviendra difficile à observer dans une feuille adulte. Par contre, la saillie ligulaire ventrale prendra un développement pouvant être considérable. C'est ce développement qui diffère de celui des Costoïdées, non seulement quantitativement mais qualitativement.

En effet, dès la troisième feuille, on observe des recloisonnements péri-clinaux et obliques de l'assise épidermique au niveau de la saillie ligulaire ventrale (fig. 7) au-dessus d'un soubassement sous-épidermique. Ce dédoublement de l'épiderme est à l'origine de la majeure partie de la saillie ligulaire. Si à son sommet on observe ce que BARTHELAT avait appelé les « deux épidermes de la gaine appliqués l'un contre l'autre », il est certain que le tissu « en sandwich » entre ces « deux épidermes » est lui aussi d'origine épidermique (fig. 8). Ce résultat n'est pas entièrement conforme à ce qui a été observé par THIELKE dans *Hedychium gardnerianum ;* cet auteur pense, en effet, que ce tissu est d'origine sous-épidermique. Nous pensons que cette divergence dans les observations est due à la non observation par THIELKE de stades intermédiaires analogues à ceux représentés par nos figures 7 et 8.



Pl. 2. — 7, 8, Stade jeune et stade adulte de l'ontogénie ligulaire ventrale du **Zingiber officinalis** Rosc. La saillie ligulaire est d'origine épidermique. (Les cellules provenant de la deuxième assise de l'épiderme dédoublé sont marquées par un pointillé).

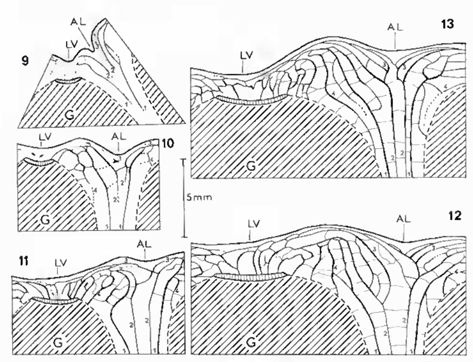
TRACHÉOGENÈSE LIGULAIRE

La trachéogenèse ligulaire des Costoïdées s'est révélée relativement complexe, des variantes de détail pouvant intervenir dans une même espèce. Nous l'exposerons dans le cas du *Costus afer* Ker-Gawl. en figurant les

principales modifications rencontrées autour d'un thème commun.

Les deux premiers faisceaux apparaissent non loin du bord de la gaine dans la zone antiligulaire. Ces faisceaux 1 se différencient à partir d'un point nodal situé dans leur partie presque distale, nettement au-dessus du niveau de l'insertion de la gaine et leur trajet est donc essentiellement basipète. Rapidement, il apparaît deux autres faisceaux en direction centrifuge par rapport à la ligule (faisceaux 2), eux aussi initiés à partir de points nodaux distaux dans le tissu ligulaire. La trachéogenèse va se poursuivre non plus de façon centrifuge mais de façon centripète; un tel phénomène n'est pas rare dans les ensembles ligulaires ventraux; nous en avons décrit plusieurs exemples dans les Graminées. Dans le *Costus afer*, il se forme 5 à 8 paires de faisceaux principaux en ordre centripète entre lesquels des faisceaux secondaires peuvent s'intercaler. Le trajet de ces faisceaux est courbe, ce qui donne un aspect en arceau; par ailleurs, ils s'anastomosent entre eux et, par leur branche basipète, avec certains faisceaux de la gaine (fig. 9 à 13). Les sinuosités de ces faisceaux et les différentes possibilités d'anastomoses entraînent une réticulation assez variable, mais deux traits principaux restent constants.

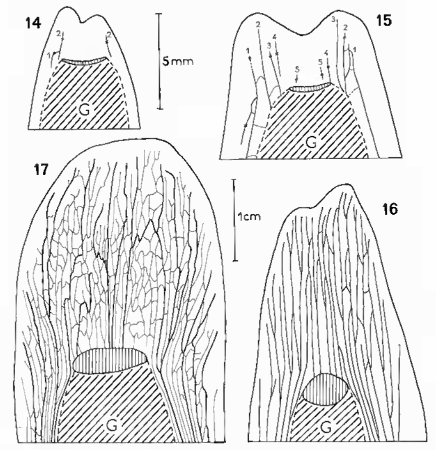
Il faut remarquer que la zone antiligulaire ne présente pas (comme



Pl. 3. — **9 à 13**, Trachéogenèse de l'appareil ligulaire ventral du *Costus afer*. (Le limbe est sectionné à sa base, au niveau de l'insertion ligulaire.) — *AL*, antiligule; *G*, gaine (fendue latéralement pour l'étalement de la ligule); *LV*, ligule ventrale.

c'est le cas dans certains *Melica* ou dans certains *Carex*) de faisceau médian ventral; la structure vasculaire a une symétrie paire. D'autre part, il existe toujours une asymétrie assez marquée entre les parties anodique et cathodique de la ligule dont l'insertion est oblique. La partie anodique est toujours la plus développée. Cette asymétrie n'est donc pas sectoriale comme celle que nous avions observée dans le *Deschampsia caespitosa* P. B. (TRAN, **19**).

Dans les Zingibéroïdées, la trachéogenèse a des caractères plus simples, tout à fait comparables à ceux que nous avons décrits dans l'*Oryza sativa* L. (**19**). Les faisceaux se différencient en deux séries centripètes avec l'intercalation possible de faisceaux secondaires entre les faisceaux principaux. Leurs trajets restent sensiblement rectilignes et la plus importante variation que



Pl. 4. — **14** et **15**, Trachéogenèse de la ligule ventrale du **Zingiber officinalis** Rosc.; **16**, Vascularisation de la ligule âgée de l'**Hedychium gardnerianum** Rosc., **17**, Vascularisation de la ligule âgée de l'**Alpinia speciosa** K. Schum. — *G*, gaine.

l'on observe consiste en un développement plus ou moins important de la vascularisation ligulaire : par exemple dans le *Zingiber officinalis* Rosc. (fig. 14 et 15), on ne rencontre qu'une douzaine de faisceaux alors que l'*Hedychium gardnerianum* Rosc. (fig. 16), l'*Alpinia speciosa* K. Schum. (fig. 17) montrent une vingtaine de faisceaux principaux avec des faisceaux secondaires formant une véritable réticulation dans l'*Alpinia*. Les plus centraux des faisceaux rejoignent, par leur base, la nervation de la gaine, les autres ont une longue branche basipète se terminant de façon aveugle dans la décurrence ligulaire.

CONCLUSION

En somme, l'ontogénie et la structure de la région ligulaire varient quand on s'adresse aux Zingibéroïdées et aux Costoïdées. La saillie ligulaire ventrale des Costoïdées est entièrement d'origine sous-épidermique; elle acquiert latéralement une grande extension entraînant par sa région antiligulaire la fermeture de la gaine. Sa trachéogenèse en arceau est d'un type très particulier que nous n'avons rencontré dans aucune autre famille de Monocotylédones. Par contre, la ligule ventrale des Zingibéroïdées est constituée non seulement par l'assise sous-épidermique mais également par une prolifération de nature épidermique; son extension latérale reste limitée, ce qui a pour corollaire une gaine ouverte. Sa trachéogenèse est d'un type fort répandu dans les Monocotylédones.

Bien que ces deux modes ontogéniques existent dans les Graminées (et que nous interprétions de la même façon l'appareil ligulaire des *Zingiberoideæ sensu-lato*), il existe des différences notables en ce qui concerne les structures ligulaires ventrales des Zingibéroïdées et des Costoïdées. Par contre, la ligule dorsale reste latente dans les deux cas; nous en signalons ici l'existence pour la première fois.

IMPLICATIONS TAXINOMIQUES

Sans même remonter à l'époque où les Scitaminales (ou Amomales) étaient envisagées comme formant une seule famille, on doit remarquer que dans la classification de BENTHAM & HOOKER (1883), par exemple, la famille des Zingibéracées est comprise dans le sens le plus large. Il en est de même dans la première édition d'ENGLER & PRANTL (1889) et ce n'est qu'en 1904 que K. SCHUMANN (**13**) distingue deux sous-familles : les *Zingiberoideæ* et les *Costoideæ*. Cette opinion est actuellement généralement suivie (LOESENER, **9**; HOLTTUM, **7**; MELCHIOR, **10**; ...). Cependant, NAKAI (**11**) suivi par TOMLINSON (**16, 17**) considère qu'il s'agit d'une famille à part entière. Cette conception a été justifiée par TOMLINSON essentiellement sur la base des caractères anatomiques. Quelques traits morphologiques importants viennent à l'appui de cette opinion. Il convient d'y ajouter comme nous venons de voir des différences dans la structure ligulaire.

Dans un but didactique, nous allons exposer en les opposant entre eux les principaux caractères distinctifs de ces taxons.

1. Caractères végétatifs

	ZINGIBEROIDEÆ	COSTOIDEÆ
	— pousse feuillée aérienne non ramifiée,	— pousse feuillée aérienne ramifiée,
	— tige très courte, pseudo-tige constituée par les gaines foliaires,	— tige véritable développée,
	— feuilles distiques,	— feuilles spiromonostiques,
	— limbes non articulés,	— limbes articulés, caducs,
	— gaines ouvertes.	— gaines fermées.
Boyd (1932)	— germination hypogée,	— germination épigée,
	— cotylédon transformé en suçoir.	— cotylédon bien développé.
Tomlinson (1956)	— faisceaux foliaires reliés à l'épiderme par des colonnettes,	— faisceaux foliaires non connectés à l'épiderme,
	— nervure médiane abaxiale (limbe et pétiole),	— nervure médiane adaxiale (limbe et pétiole),
	— canaux aérifères dans le pétiole,	— pas de canaux aérifères dans le pétiole,
	— faisceaux corticaux de la tige libres,	— faisceaux corticaux de la tige dans une assise sclérenchymateuse,
	— pas de plexus nodal,	— un plexus nodal développé,
	— poils unicellulaires,	— poils bicellulaires,
	— cellules siliceuses épidermiques,	— cellules siliceuses jamais épidermiques,
	— corps siliceux sphériques,	— druses siliceuses,
	— cellules oléifères présentes, odeur aromatique.	— pas de cellules oléifères, plantes inodores.
Tran (1975)	— ligule provenant essentiellement de l'épiderme,	— ligule provenant du sous-épiderme,
	— trachéogenèse ligulaire du type monocotylédone courant.	— trachéogenèse ligulaire en arceaux.

II. Caractères floraux

	ZINGIBEROIDEÆ	COSTOIDEÆ
Troll (1928)	— labelle formé de 3 staminodes.	— labelle formé de 5 staminodes.
Holttum (1950)	— staminodes latéraux,	— pas de staminodes latéraux,
	— « stylodes » présents.	— « stylodes » absents.
Erdtman (1952)	— pollen foré ou spiraperturé,	— pollen avec 5-15 apertures,
	— exine fragile.	— exine robuste.

Ces très nombreuses différences tant dans la structure végétative que dans la structure florale (morphologie et anatomie des feuilles au sens

large, développement et structure de la tige) ne laissent guère de traits en commun aux *Zingiberoideæ* et aux *Costoideæ*. Pour une grande part, leur ressemblance paraît tenir à des convergences morphologiques qui ne sauraient impliquer obligatoirement une étroite parenté.

Il semble donc que NAKAI et surtout TOMLINSON aient eu entièrement raison en traitant ces deux taxons comme des familles séparées. Cette opinion est en tout cas conforme avec ce que nous a montré l'étude des appareils ligulaires.

BIBLIOGRAPHIE

1. BARTHELAT, G. J. — Contribution à l'étude histologique de Zingibéracées. Lons-le-Saunier, 1 vol., 86 p. (1893).
2. BOYD, L. — Monocotyledonous seedlings. Trans. Bot. Soc. Edinb. **31** : 224 (1932).
3. DOMIN, K. — Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, ser. 2, **9** : 117-326 (1911).
4. ERDTMAN, G. — Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms (An introduction to Palynology 1). Uppsala, 539 p. (1952).
5. FUTTERER, W. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Zingiberaceæ*. Bot. Centralbl., Cassel, **68** (1896).
6. GLÜCK, H. — Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg, 96 p. (1901).
7. HOLTTUM, R. E. — The *Zingiberaceæ* of the Malay Peninsula. Gard. Bull., Singapore, **13** : 1-249 (1950).
8. — Growth-habits of Monocotyledons. Variations on a theme. Phytomorphology, Dehli, **5** : 399-413 (1955).
9. LOESENER, Th. — *Zingiberaceæ*, *in* ENGLER A., De natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, **15** a : 541-640 (1930).
10. MELCHIOR, H. — A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, **2**. Angiospermen, Berlin, 666 p. (1964).
11. NAKAI, T. — Notulæ ad Plantas Asiæ Orientalis (XVI). J. Jap. Bot. **17** : 189-210 (1941).
12. PONZO, A. — Sulla ligula delle monocotyledoni. Nuov. Giorn. Bot. Ital. N. S. **38** : 515-533 (1931).
13. SCHUMANN, K. — *Zingiberaceæ*, *in* ENGLER A., Das Pflanzenreich **20** : 46, 458 p. (1959).
14. SMITH, B. W. — The phyllotaxis of *Costus* from the standpoint of development. Proceed. Leeds philos. liter. Soc. sect. Sci. **4** : 42-62 (1941).
15. TOMLINSON, P. B. — Studies in the systematic anatomy of the *Zingiberaceæ*. J. Linn. Soc. London Botany **55** : 547-592 (1956).
16. — Phylogeny of the *Scitamineæ*. Morphological and anatomical considerations. Evolution **16** : 192-213 (1962).
17. — Classification of the Zingiberales (*Scitamineæ*) with special reference to anatomical evidence, *in* METCALFE, C. R., Anatomy of the Monocotyledons **3** : 295-302, Oxford (1969).
18. THIELKE, C. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. Planta **36** : 154-177 (1948).
19. TRAN THI TUYET-HOA. — Recherche sur la ligule des Graminées. Thèse d'État, Paris (polycopiée) (1971).
20. TRAN VAN NAM. — Sur le callus des Marantacées. Bull. Soc. bot. France (1974). Sous presse.
21. TROLL, W. — Organization und Gestalt im bereich der Blüte. Berlin, 1 vol., 413 p. (1928).
22. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Vegetationorgane **1** (2), voir p. 1260, Berlin (1937).

Equipe de recherche en Morphologie végétale Univ. Pierre et Marie Curie
7, quai Saint-Bernard - 75005